

Relación de la distribución de los rotíferos con la de los principales factores físicos y químicos en la laguna de la Cruz.

A. Esparcia, X. Armengol y M.R. Miracle

Departament de Microbiologia i Ecologia. Edifici d'Investigació, Universitat de València, 46100 Burjassot (Valencia), Spain.

RESUMEN

La laguna de La Cruz (Cuenca, España) es una laguna cárstica meromictica, de pequeñas dimensiones pero profundidad relativa grande, que se caracteriza por presentar una marcada estratificación de sus aguas, por lo que constituye un excelente modelo para los estudios relacionados con la distribución vertical del plancton. En esta laguna se realizaron estudios dirigidos al análisis de la relación de las especies de rotíferos planctónicos con una serie de variables físicas y químicas medidas "in situ" (oxígeno, temperatura, pH, redox y conductividad), mediante muestreos realizados a diferentes profundidades, a intervalos muy pequeños en la zona de la oxiclina, durante los periodos de estratificación de dos años consecutivos y el de mezcla vertical intermedio. Para ello se utilizaron técnicas estadísticas que incluyeron análisis de correlaciones lineales y de componentes principales (uno sobre especies de rotíferos y factores ambientales y otro sólo sobre especies de rotíferos). Las distribuciones de las especies de rotíferos resultaron estrechamente relacionadas con las del oxígeno y la temperatura. Los análisis de componentes principales ordenaron las especies de rotíferos en tres grupos: epi-metalimnéticos (*Hexarthra mira*, *Ascomorpha ecaudis*, *Ascomorpha saltans*, *Asplanchna girodi*, *Trichocerca similis*, *Synchaeta pectinata*), hipolimnéticos (*Keratella quadrata*, *Polyarthra dolichoptera*, *Filinia hofmanni*, *Anuraeopsis fissa*) y oxiclinales (*Anuraeopsis miraclei*). Estos análisis pusieron también de manifiesto la existencia de importantes variaciones interanuales en las distribuciones de rotíferos. En primer lugar, los factores principales extraídos diferenciaron el hipolimnion y oxiclina de finales del periodo de estratificación entre los dos años del estudio, representando principalmente el cambio de dominancia de las especies congénicas del género *Anuraeopsis*, *A. miraclei* dominante en el primer año (cuando los gradientes de temperatura y oxígeno eran más amplios y profundos) y *A. fissa* en el segundo año (cuando estos gradientes eran más acusados y la interfase óxido-anóxica más superficial). En segundo lugar, mostraron las diferencias interanuales en el epi-metalimnion, al inicio de la estratificación, atendiendo principalmente a los cambios contrapuestos de las abundancias de *A. ecaudis* y *A. girodi*, la primera abundante en el primer año y la segunda en el año siguiente.

Palabras clave: rotíferos, distribución vertical, ciclo anual, oxígeno, temperatura, análisis de componentes principales

ABSTRACT

Lake La Cruz (Cuenca, Spain) is a small meromictic lake of karstic origin. It is relatively deep and stratification of physical and chemical variables, as well as planktonic populations, is apparent. Small deep lakes with strong stratification offer ideal models for studying rotifer vertical distribution. In situ environmental variables were measured (oxygen, temperature, pH, redox and conductivity), and samples taken at close-interval depths in the oxycline, both during the stratified periods and the intervening mixing period, during two consecutive years. Linear correlations and two Principal Component Analyses (PCAs) were applied to data, examining the potential relationships between rotifer species distributions and environmental variables. One PCA looked at the link between environmental variables and rotifer distribution, and a second PCA investigated links between the distributions of different rotifer species. Results show that temperature and oxygen are important environmental variables, with strong correlations to rotifer distribution. Both variables are directly related to depth variations and seasonality. The Principal Factors arising from the PCA grouped the rotifer species into three groups, i.e. epi-metalimnetic species (*Hexarthra mira*, *Ascomorpha ecaudis*, *Ascomorpha saltans*, *Asplanchna girodi*, *Trichocerca similis*, *Synchaeta pectinata*), hypolimnetic species (*Keratella quadrata*, *Polyarthra dolichoptera*, *Filinia hofmanni*, *Anuraeopsis fissa*) and an oxyclinal species (*Anuraeopsis miraclei*). Correlations with oxygen and temperature emphasize the relevance of interannual variation in explaining the vertical arrangement of rotifer populations. PCA results allowed to distinguish between hypolimnion and oxycline-loving species, particularly at the end of the stratified period. Thus, *Anuraeopsis miraclei* was dominant in the first year, when the oxycline was wider and deeper, while the congeneric *A. fissa* was more abundant in the second year sampled, when the oxycline was sharper and closer to the surface. PCAs also revealed between-year differences in epi-metalimnetic dis-

tributions of species, occurring at the onset of stratification. For instance, A. eucaudis and A. girodi, were abundant in epilimnetic layers in the first and in the second year, respectively.

Keywords. rotifers, vertical distribution, oxycline, oxygen, temperature, Principal Components Analyses.

INTRODUCCIÓN

La relación entre las distribuciones de las especies de organismos con los factores abióticos ha sido un aspecto que desde siempre ha interesado en los estudios ecológicos. En el caso del plancton este interés es aun mayor dada la sencilla relación que existe entre las diferentes especies y el medio en el que se encuentran, además dichas especies por sus rápidas tasas de crecimiento pueden producir densas poblaciones de acuerdo con las variaciones de las variables ambientales. Es por ello y por la importancia que últimamente han adquirido los organismos indicadores de la contaminación de las aguas, que en los últimos tiempos se han realizado diversos estudios mostrando la relación de los rotíferos planctónicos con los factores abióticos (e. g. Bérzins y Pejler, 1987, 1989a y 1989b; Miksch, 1989; Armengol y Miracle, 1999). Muchos de estos estudios integran lo que ocurre en toda la columna de agua utilizando un único valor o promediando unos pocos, pero en ocasiones los lagos están marcadamente estratificados tanto en sus características abióticas como en sus poblaciones planctónicas (e. g. Ruttner-Kolisko, 1975; Esparcia *et al.*, 1991; Miracle *et al.*, 1992; Miracle y Armengol, 1995; Armengol *et al.*, 1998), y se requiere un análisis más detallado de lo que ocurre en toda la columna.

En estos lagos estratificados las distintas poblaciones de rotíferos presentan una pronunciada organización vertical que por lo general se correlaciona con el también marcado gradiente vertical que presentan determinados factores ambientales. Además se produce una sucesión de dichas poblaciones en el tiempo, muy relacionada así mismo con los cambios estacionales de estratificación y mezcla de la columna de agua. La laguna de La Cruz es especialmente interesante para señalar tales relaciones porque, al mostrar una meromixis permanente permite el seguimiento durante todo el año de una interfase óxico-anó-

xica en la columna de agua. Para intentar desvelar que factores del ambiente afectan en mayor grado a las distribuciones de las distintas especies de rotíferos hemos analizado muestras recogidas a intervalos de profundidad muy pequeños en la zona de gradientes más fuertes del perfil vertical (Fig. 1) efectuando diversos análisis de correlaciones lineales y de componentes principales sobre las densidades de dichas especies y sobre las variables físicas y químicas más usuales en los estudios limnológicos. Estos análisis multivariantes son capaces de discriminar las diferentes asociaciones de rotíferos en función de los gradientes verticales que se establecen y destruyen durante los ciclos anuales.

LUGAR DE ESTUDIO

La laguna de La Cruz (UTM 30 SWK 962272) es una pequeña laguna de origen cárstico situada en el interior de una dolina formada en las dolomías cretácicas de la Serranía de Cuenca, por lo que sus aguas son ricas en bicarbonato y muy pobres en sulfatos y cloruros. Tiene forma casi circular con una superficie un poco superior a una hectárea y durante el periodo de estudio su profundidad máxima fue de 23.5 m. Sus características morfométricas, en particular su reducido cociente superficie/profundidad, su alimentación freática así como su ubicación en el fondo de una cubeta cárstica de disolución con paredes de unos 30 m de altura, hacen de ella una laguna muy estable, constituyendo un modelo de lago estratificado muy adecuado para el estudio de la distribución vertical del plancton y de las características físicas y químicas del agua. (Miracle y Vicente, 1983; Armengol *et al.*, 1993; Esparcia, 1993; Armengol y Miracle, 2000). Además se trata de una laguna meromictica (Julia *et al.*, 1999; Rodrigo *et al.*, 2001) con una capa de agua anóxica permanente.

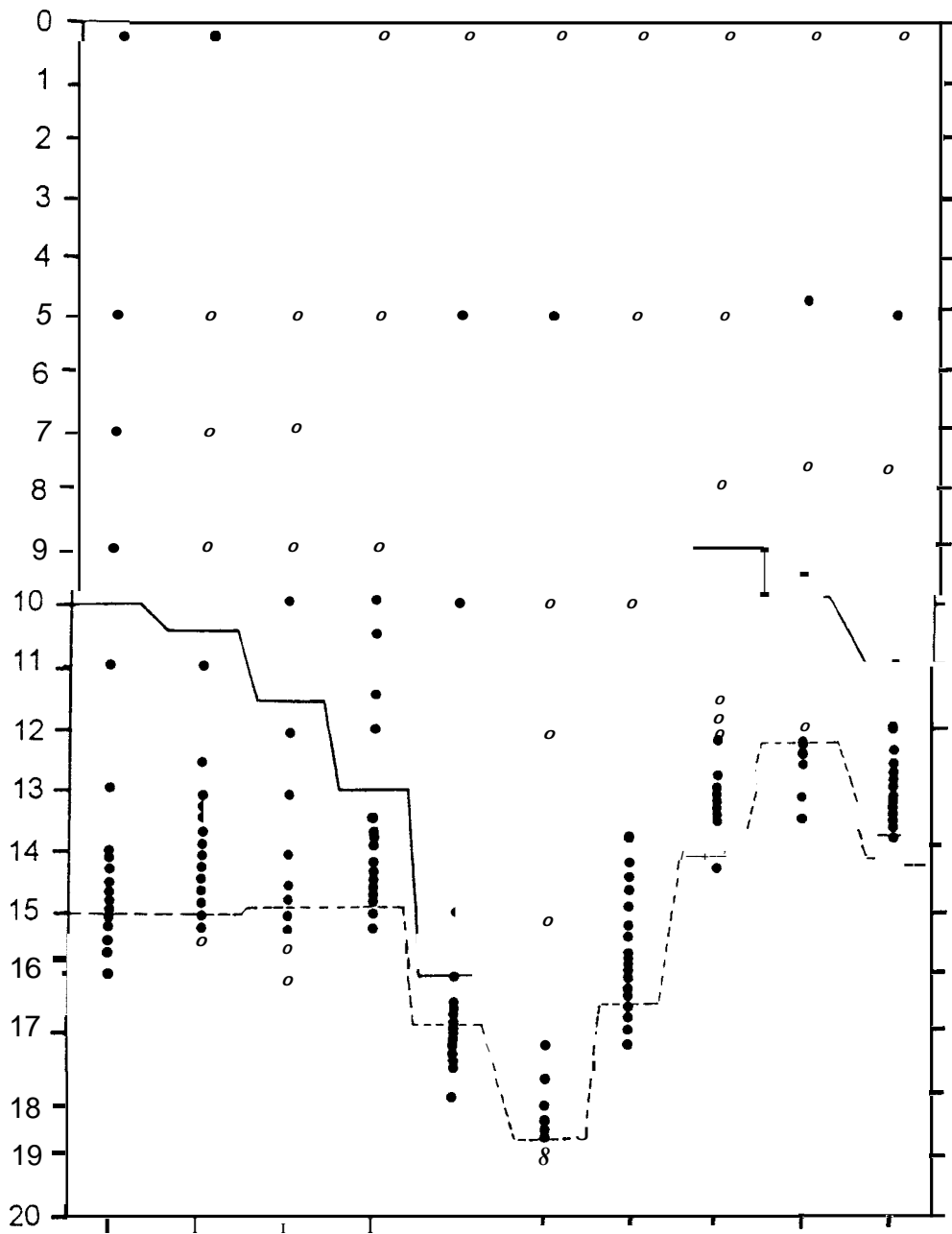


Figura 1. Distribución en el perfil vertical (profundidad, m) y durante el periodo de estudio (meses, eje horizontal) de las distintas muestras obtenidas. La línea continua indica la parte del metalimnion y la línea discontinua muestra la profundidad de extincion del oxigeno. *Distribution of samples in the vertical profile (depth, m), along the studied period (months on the horizontal axis). The line indicates the deepest part of the metalimnion. The dashed line shows the oxygen extinction depth*

Durante el periodo de estudio, el zooplancton estuvo dominado en densidad por los rotíferos, que también constituyeron el grupo más diverso; entre los crustáceos cabe destacar la presencia de los copepodos *Tropocyclops prasinus* (muy abundante a su vez) y *Cyclops abyssorum* y de los cladóceros *Daphnia longispina* y *Diaphanosoma brachyura*. Armengol *et al.* (1993) realizaron una descripción detallada de la composición específica y la distribución de los rotíferos, siendo estos los datos que han sido utilizados para el análisis multivariante que aquí se presenta.

MATERIAL Y MÉTODOS

El periodo de estudio comprendió dos periodos de estratificación térmica (junio-octubre de 1987 y de 1988) y uno de mezcla (noviembre-abril de 1988). Se analizaron un total de 183 muestras correspondientes a distintas profundidades y a diferentes momentos distribuidos a lo largo de dicho periodo de tiempo, y que debido a la marcada estratificación de las variables ambientales, así como de las poblaciones zooplanctónicas, fueron tomadas a muy pequeños intervalos en la zona de la oxiclina (Fig. 1). Para cada profundidad se tomaron muestras de agua, mediante un muestreador de doble cono conectado a una bomba peristáltica (Miracle *et al.*, 1992), en el centro de la laguna, desde una barca amarrada a dos cables que se sujetaban a las orillas formando una cruz en el centro y de esta forma minimizar el movimiento. Previamente a la toma de muestras, se registraban *in situ* los perfiles verticales de oxígeno y temperatura (WTW, Oxi 92) y conductividad (WTW, LF 91), escogiéndose las profundidades de muestreo en función de la concentración de oxígeno y la temperatura. Las medidas de pH (Orion SA 250) y potencial de óxido-reducción (Orion, Radiometer-80) se realizaron simultáneamente con la toma de muestras, el agua bombeada pasaba por su entrada inferior a un recipiente de metacrilato (Miracle *et al.*, 1992) en el que se localizaban los correspondientes electrodos. Las muestras de zooplancton se tomaron generalmente después del mediodía, fil-

trando *in situ* el agua bombeada (2-4 litros con filtros de 30 μm), y se guardaron en formol al 4%. Los rotíferos fueron identificados y contados con microscopio invertido para calcular su densidad (Armengol *et al.*, 1993).

Los datos fueron sometidos a varios tipos de análisis estadísticos, realizándose dos análisis de componentes principales (ACP) mediante la rutina 4M del programa BMDP (Dixon *et al.*, 1983). En el primer análisis (ACP I) se consideraron los datos de las densidades de las distintas especies de rotíferos previamente transformados logarítmicamente y los datos de los parámetros físicos y químicos tras ser transformados logarítmicamente (a excepción del pH). En el segundo análisis (ACP II) tan solo se consideraron los datos de dichas densidades de rotíferos transformados logarítmicamente. Ambos análisis se efectuaron sin rotación posterior. Para establecer las correlaciones entre pares de variables se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson. Para el cálculo de la diversidad en cada muestra se empleó el índice de Shannon-Wiener que responde a la expresión,

$$H = - \sum_{i=1}^5 p_i \log_2 p_i$$

siendo p_i la frecuencia relativa de la especie i calculada a partir de las densidades observadas.

RESULTADOS

Se eligieron las variables abióticas medidas *in situ* que representan los cambios temporales (temperatura y conductividad) y los cambios en la columna de agua del eje producción/descomposición (pH, oxígeno y redox) para relacionarlas con la distribución espacio-temporal de las especies de rotíferos. Respecto a estas variables, cabe destacar que la temperatura y el oxígeno fueron las que mayor variación manifestaron en el tiempo y en el espacio, al menos en las profundidades susceptibles de albergar rotíferos (es decir en la parte de la columna de agua donde hay oxígeno). El resto de variables presentaron una menor variación, al menos en estas profundidades (Fig. 2). No obstante, factores como la conductividad y

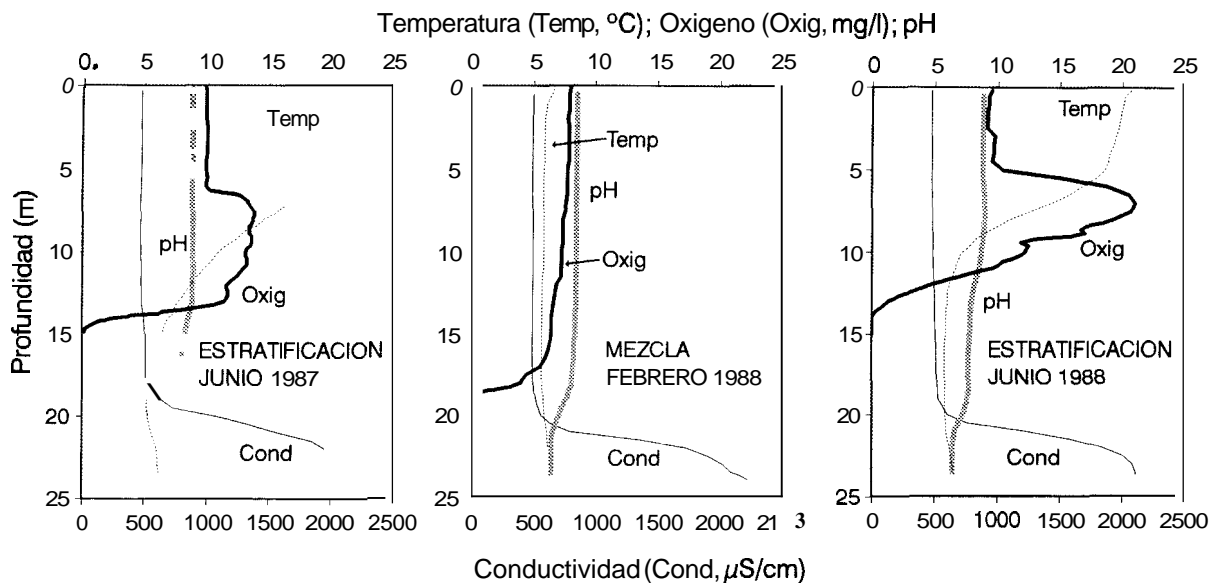


Figura 2. Perfiles verticales de los principales parámetros físicos y químicos (temperatura, oxígeno, pH y conductividad) en el inicio de cada uno de los periodos de estratificación estudiados y en el periodo de mezcla. *Vertical profiles of the main physical and chemical variables measured (i.e. temperature, oxygen, pH and conductivity) at the onset of each stratification period and during mixing.*

el potencial redox presentan una cierta variabilidad estacional e interanual y han sido incluidos en los análisis aunque solo se hayan utilizado los datos hasta las profundidades donde se detectaron organismos (Fig. 1).

En la Tabla 1 se muestran los coeficientes de correlación entre las especies de rotíferos y las variables físicas y químicas estudiadas. En esta tabla se puede apreciar que las especies del epi-metalimnion *H. mira*, *T. similis* y *S. pectinata*, muestran altas correlaciones positivas con el oxígeno y la temperatura. Por otra parte aquellas especies que muestran una gran dispersión a lo largo del perfil vertical, variando su posición según la estación del año, con tendencia a formar máximos en las capas profundas durante el verano, son precisamente las especies que presentan correlaciones más bajas, tal es el caso de *K. quadrata*, *P. dolichoptera* y *A. fissa*. En el extremo opuesto se encuentran las especies exclusivas de capas profundas (*A. miraclei* y *F. hofmanni*), que muestran correlaciones negativas con todos los parámetros excepto con el potencial de óxido-reducción y la conductividad con los que se correlacionan muy poco. También es destacable

el elevado coeficiente de correlación, de signo positivo, que presenta el pH con los rotíferos del epi-metalimnion a excepción de *Asplanchna* que a 10 presenta más bajo. La conductividad y el potencial de óxido-reducción son bastante homogéneos para todas las profundidades en que se encuentran rotíferos, estando situada la redox-clina justo por debajo de la extinción de oxígeno, y las capas con mayor conductividad cerca del fondo y también por debajo de la extinción del oxígeno. Esto se traduce en que todas las especies estudiadas presentan unos coeficientes de correlación muy bajos con estas variables.

Componentes Principales

ACP-I: análisis sobre las principales especies de rotíferos y las variables ambientales.

Relación de los factores principales del ACP-I con las variables originales.

En el primer análisis de componentes principales realizado con las especies de rotíferos y las varia-

Tabla 1. Correlaciones entre los parámetros físicos y químicos medidos y las densidades de las especies de rotíferos. *Correlations between measured physical and chemical variables and rotifer species densities.*

| | OXIGENO | TEMPERATURA | pH | REDOX | CONDUCTIVIDAD |
|------------------------|---------|-------------|-------|-------|---------------|
| <i>A. girodi</i> | 0.25 | 0.27 | 0.26 | 0.04 | -0.02 |
| <i>A. ecaudis</i> | 0.26 | 0.16 | 0.40 | 0.16 | 0.04 |
| <i>A. saltans</i> | 0.37 | 0.48 | 0.43 | 0.13 | -0.02 |
| <i>H. mira</i> | 0.60 | 0.83 | 0.65 | 0.13 | -0.04 |
| <i>S. pectinata</i> | 0.53 | 0.50 | 0.55 | 0.20 | 0.03 |
| <i>T. similis</i> | 0.60 | 0.85 | 0.64 | 0.14 | -0.06 |
| <i>A. fissa</i> | 0.20 | 0.12 | -0.02 | 0.14 | 0.15 |
| <i>K. quadrata</i> | 0.10 | 0.01 | -0.01 | 0.14 | 0.14 |
| <i>P. dolichoptera</i> | 0.18 | -0.12 | 0.07 | 0.32 | 0.03 |
| <i>F. hofmanni</i> | -0.06 | -0.08 | -0.24 | 0.11 | 0.03 |
| <i>A. miraclei</i> | -0.20 | -0.37 | -0.20 | 0.21 | 0.00 |

bles abióticas, se encontraron cuatro factores principales que en conjunto explican el 68% de la varianza de los datos y que representarían el 100% de la varianza común. Estos factores, del 1 al 4, explicaron respectivamente el 31%, el 18%, el 10% y el 9% de la varianza total de los datos.

Los resultados del análisis muestran (Figs. 3 y 4) que respecto al factor 1, las cinco variables físicas y químicas presentan una gran correlación positiva (> 0.8), excepto el potencial de óxido-reducción que muestra una correlación mucho más pequeña y la conductividad sin apenas correlación. En cuanto a las especies de rotíferos, dicho factor las ordena según su distribución vertical. Los mayores valores positivos de correlación con este factor los presentan las especies de superficie, tales como *A. girodi*, *A. ecaudis*, *A. saltans*, *S. pectinata*, *H. mira* y *T. similis*. Por otra parte, dicho factor muestra una asociación negativa con las especies que se encuentran en las capas más profundas, tales como *A. miraclei*, *F. hofmanni*, y *P. dolichoptera*, especialmente con la primera. Sin apenas correlación con este factor se sitúan las especies, tales como *K. quadrata* y *A. fissa*, que si bien se pueden incluir en el grupo de las hipolimnéticas, sus patrones de distribución varían a lo largo del año, encontrándose también en capas superficiales. Esta ordenación está pues de acuerdo con la de las variables físicas y químicas, ya que todos ellos, excepto la conductividad, presentan valores mayores en el

epi-metalimnion disminuyendo drásticamente en el hipometalinmion.

El factor 2 separa a las especies *F. dolichoptera*, *K. quadrata*, *A. fissa* y *F. hofmanni* de las demás. Estas especies presentaron un mayor crecimiento en el verano de 1988 que en el de 1987 y migraron desde las capas correspondientes al metalimnion, a finales de primavera, a la oxiclina, a finales de verano. Por ello presenta poca correlación con las variables físicas y químicas, excepto con el potencial de óxido-reducción, que presentó una reducción más acusada de sus valores en el hipolimnion del verano de 1988 que en el del año anterior.

El factor 3 corresponde también a la variabilidad que se da en las muestras hipolimnéticas en los diferentes meses de los años estudiados, correlacionándose sobre todo con las variables abióticas que sufren mayores cambios estacionales en el hipolimnion, concretamente contraponen la conductividad con el potencial de óxido-reducción. A su vez, este factor contraponen las especies que tienen crecimientos alternativos en las capas profundas en las distintas fechas de muestreo. Así *A. fissa* y *K. quadrata*, presentan las mayores correlaciones negativas y se separan de *A. miraclei* que es la única especie con un coeficiente positivo alto. El factor 4 no está correlacionado con ninguna de las variables físicas y químicas, siendo sus correlaciones con las especies de rotíferos equivalentes a las de factor 3 del ACP II, por lo que se comentará más adelante.

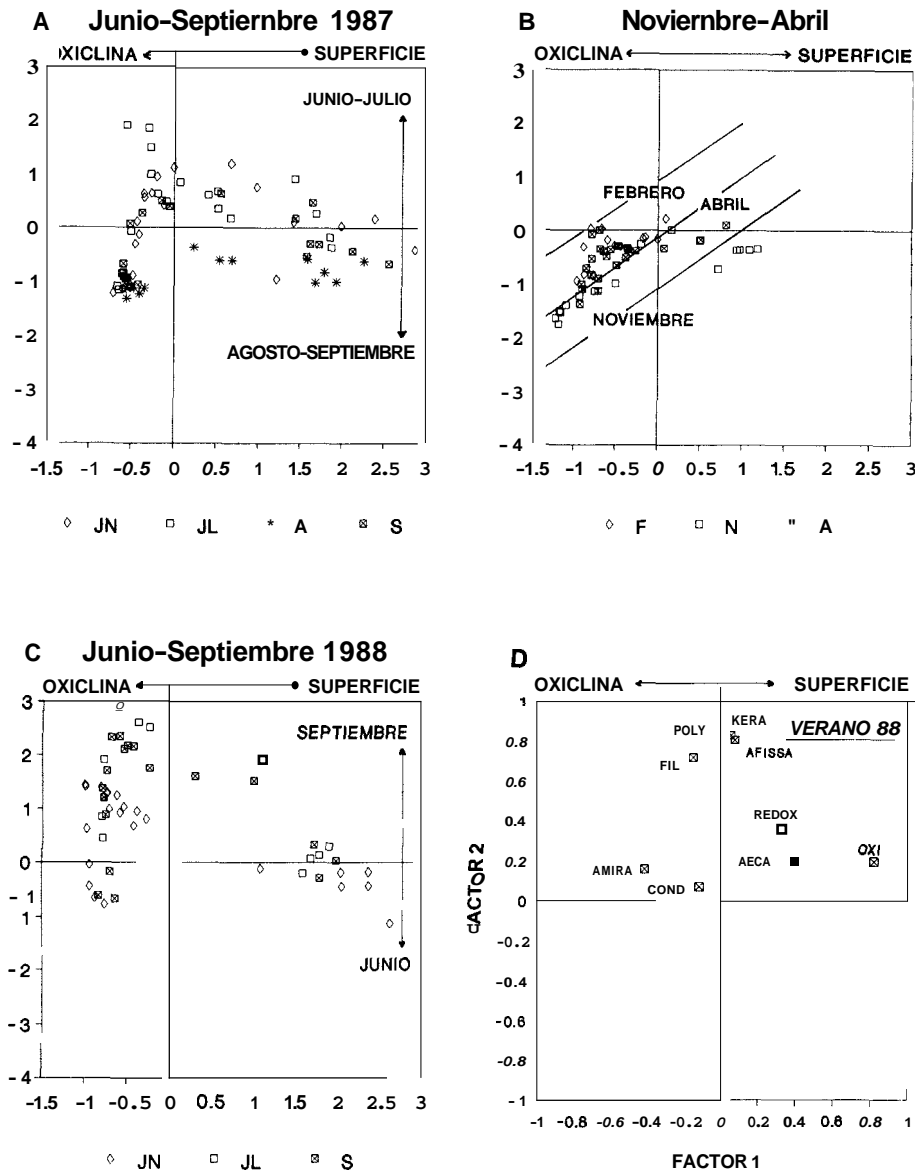


Figura 3. Análisis de componentes principales realizado con 16 variables, 11 especies de rotíferos y 5 variables físicas y químicas (ACP I). En D se muestran los coeficientes de correlación de estas variables respecto a los factores principales 1 y 2. Se han representado separadamente los valores de las muestras correspondientes a los periodos de aguas estratificadas de ambos años (junio-septiembre, A y C) y las del único periodo de mezcla (noviembre-abril, B). Las abreviaturas usadas para las especies son: AECA, *Ascomorpha ecaudis*; AFISSA, *Anuraeopsis fissa*; AMIRA, *Anuraeopsis miraclei*; ASAL, *Ascomorpha saltans*; ASPL, *Asplanchna girodi*; FIL, *Filinia hofmanni*; HEX, *Hexarthra mira*; KERA, *Keratella quadrata*; POLY, *Polyarthra dolichoptera*; SYN, *Synchaeta pectinata*; TRIC, *Trichocerca similis*. Y para los parámetros abióticos: OXI, oxígeno; pH, pH; REDOX; potencial de óxido-reducción; TEMP, temperatura. *Principal component analysis performed on 16 variables (spatial arrangement of 11 rotifer species and 5 abiotic variables; ACP I). D, shows the correlation coefficients of these variables with principal factors 1 and 2. Factor scores have been plotted separately for the two stratification periods (June-September, A and C) and the mixing period (November-April, B). The abbreviation used for each species are: AECA, *Ascomorpha ecaudis*; AFISSA, *Anuraeopsis fissa*; AMIRA, *Anuraeopsis miraclei*; ASAL, *Ascomorpha saltans*; ASPL, *Asplanchna girodi*; FIL, *Filinia hofmanni*; HEX, *Hexarthra mira*; KERA, *Keratella quadrata*; POLY, *Polyarthra dolichoptera*; SYN, *Synchaeta pectinata*; TRIC, *Trichocerca similis*. And for the abiotic variables: OXI, oxygen; pH, pH; REDOX; redox potential; TEMP, temperature.*

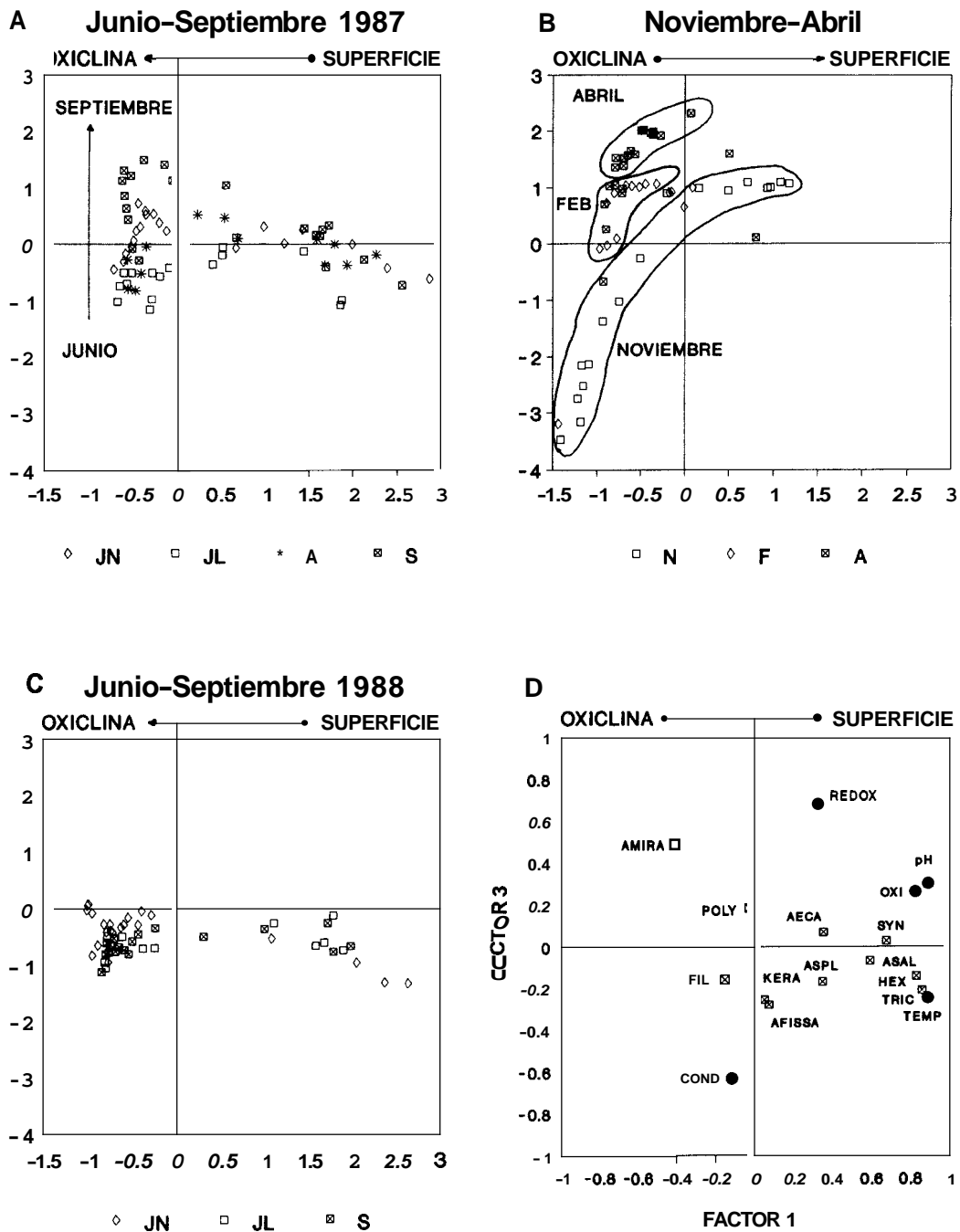


Figura 4. Análisis de componentes principales realizado con 16 variables, 11 especies de rotíferos y 5 variables físicas y químicas (ACP1). En D se muestran los coeficientes de correlación de estas variables respecto a los factores principales 1 y 3. Se han representado separadamente los valores de las muestras correspondientes a los periodos de aguas estratificadas de ambos años (junio-septiembre, A y C) y las del periodo de mezcla (noviembre-abril, B). Las abreviaturas usadas son las mismas que en la figura 3. *Principal component analysis performed on 16 variables (spatial arrangement of 11 rotifer species and 5 abiotic variables; ACP 1, D, shows the correlation coefficients of these variables with principal factors 1 and 3. Factor scores have been plotted separately for the two stratification periods (June-September, A and C) and the mixing period (November-April, B). Abbreviations as in figure 3.*

Relación de los factores principales del ACP-I con los periodos de estratificación y mezcla.

Los resultados del análisis indican que existen claras diferencias entre los dos periodos de estratificación, y entre estos y el periodo de mezcla vertical. En las figuras 3 y 4 se observa que en los periodos de estratificación existe una gran dispersión respecto al factor 1 quedando en la parte positiva las muestras de superficie y en la negativa las de la oxiclina, mientras que en los meses en que se produce la mezcla hay un gran incremento de valores negativos, fundamentalmente debido a una mayor semejanza de las aguas mezcladas con la zona hipolimnética anterior. En cuanto al factor 2, que se correlaciona muy poco con las variables ambientales, se observa que separa los dos periodos de estratificación, invirtiendo los valores respecto a los meses correspondientes al principio y final del periodo considerado. Esto se explica porque en el periodo de estratificación de

1988 no se estableció el mismo gradiente que en 1987 y no se pudo producir una organización del espacio en el perfil vertical suficiente, por lo que las comunidades del final del periodo de estratificación de 1988 quedaron muy degradadas y parecidas a las del inicio de dicho periodo. El factor 3 complementa al anterior diferenciando de forma parecida los dos periodos de estratificación, contraponiendo las diferencias de redox y conductividad que se dieron en los estratos cercanos a la oxiclina. Un gradiente más acusado en 1988 produjo valores de redox más bajos y conductividades mayores en un intervalo de profundidades mucho menor que en 1997, no permitiendo la generación de microcapas estables como las del año anterior. Respecto al periodo de mezcla, los meses quedan más o menos ordenados, con abril en el lado más positivo, ya que es el mes donde se observaron conductividades más bajas y alto crecimiento fitoplanctónico que ocasionó elevados valores de redox, oxígeno y pH.

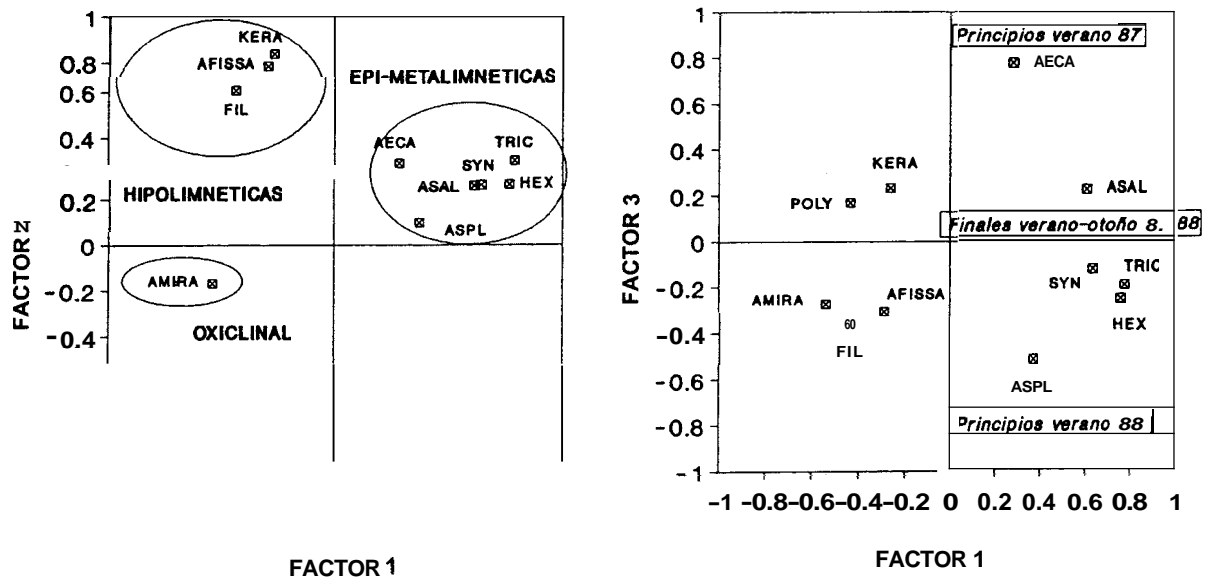


Figura 5. Análisis de componentes principales realizado únicamente sobre las 11 especies de rotíferos (ACP II). En la figura se muestran los coeficientes de correlación de estas especies respecto a los factores principales 1 y 2 (gráfica de la izquierda) y a los factores 1 y 3 (gráfica de la derecha). Las abreviaturas usadas son las mismas que en la figura 3. *Principal component analysis performed between 11 rotifer species (ACP II). Correlation coefficients of species with principal factors 1 and 2 (left) and with principal factors 1 and 3 (right) are also shown. Abbreviations as in figure 3.*

Tabla 2. Porcentaje de la varianza total de los datos explicada por cada uno de los tres factores principales del ACP-II (realizado con densidades de 11 especies de rotíferos). Asimismo se muestran los coeficientes de correlación lineal de estos factores con las variables físicas y químicas (transformados logarítmicamente), así como con la diversidad y la densidad total de rotíferos. Variance explained by each of the three principal factors from the ACP II, performed on densities of 11 rotifer species. Also shown, are correlation coefficients of these factors against log-transformed physical and chemical variables, and against diversity and total rotifer density.

| | FACTOR 1 | FACTOR 2 | FACTOR 3 |
|----------------------|----------|----------|----------|
| % VARIANZA EXPLICADA | 27 | 24 | 13 |
| OXIGENO | 0.32 | 0.10 | < 0.01 |
| TEMPERATURA | 0.45 | 0.04 | 0.02 |
| pH | 0.45 | 0.04 | < 0.01 |
| POTENCIAL REDOX | < 0.01 | 0.07 | < 0.01 |
| CONDUCTIVIDAD | < 0.01 | < 0.01 | < 0.01 |
| DIVERSIDAD | 0.22 | 0.12 | 0.06 |
| Nº INDIVIDUOS | 0.11 | 0.45 | 0.07 |

ACP II: análisis realizado exclusivamente sobre las principales especies de rotíferos.

Relación de los factores principales del ACP-II con las variables originales.

La consideración en el análisis anterior tanto de las variables físicas y químicas como de las abundancias de las diferentes especies de rotíferos nos puede ayudar a relacionar los diversos factores implicados en las distribuciones de especies de rotíferos, sin embargo, tal análisis puede impedir la detección de asociaciones de rotíferos que podrían verse enmascaradas por el peso que tienen dichas variables ambientales. Para evitar este problema se realizó un segundo análisis de componentes principales (ACP-II) considerando solamente los datos de los recuentos de rotíferos previamente transformados logarítmicamente (Fig. 5). De este análisis de componentes principales resultaron tres factores principales en lugar de cuatro para explicar la varianza común de los datos, siendo el primero y el segundo bastante similares a los correspondientes factores del análisis que incluía también a las variables físicas y químicas. El factor 3 de este análisis se corres-

ponde con el 4 del ACP-I, siendo los coeficientes de correlación con las especies de rotíferos casi idénticos en los dos análisis. La proporción de varianza explicada por el factor 2 en este análisis (Tabla 2) es un poco mayor que la explicada por el factor 2 del ACP-I y esta también relacionado con el factor 3 del ACP-I.

Este análisis reorganiza los datos de zooplankton en un conjunto de componentes principales tal que, puestas las variables originales (densidades poblacionales de rotíferos) en función de ellas (Fig. 5), se aprecia un claro agrupamiento de las especies de rotíferos respecto a las dos primeras. El análisis separa tres grupos de especies, principalmente en base a su distribución vertical: (1) las especies epilimnéticas con abundancias en la parte superior del metalimnion; (2) las especies hipolimnéticas que también presentan crecimientos en la parte inferior del metalimnion; y (3) la especie *A. miraclei*, prácticamente exclusiva de las capas hipolimnéticas próximas a la extinción de oxígeno. Así pues, el factor 1 del ACP II separa mucho mejor que el factor 1 del ACP I las especies hipolimnéticas de las epi-metalimnéticas. Ello se relaciona con que la temperatura, oxígeno y pH resultaron ser las variables con mayo-

res correlaciones con el factor I del ACP I y estas variables ambientales, además de a una variación vertical, están sujetas a una variación anual mucho más importante en las capas superficiales que en el hipolimnion, lo que produce una disminución de las correlaciones negativas de las especies hipolimnéticas con este factor. El ACP II (Fig. 5) muestra una clara separación respecto del factor principal 1 entre las especies *Trichocerca similis*, *Hexarthra mira*, *Synchaeta pectinata*, *Ascomorpha sultans*, *Asplanchna girodi*, y *Ascomorpha ecaudis* con correlaciones positivas y las especies *Anuraeopsis miraclei*, *Polyarthra dolichoptera*, *Filinia hofmanni*, *Anuraeopsis fissa* y *Keratella quadrata* con correlaciones negativas. El factor principal 2 separa también estos grupos de especies, pero además desdobra el grupo de especies de profundidad, distanciando *A. miraclei* de las demás. *A. miraclei* queda claramente diferenciada ya que presenta una correlación negativa respecto a dicho factor. Las restantes especies hipolimnéticas presentan altas correlaciones positivas y las epilimnéticas correlaciones positivas bajas. El ACP I, influido por las variables abióticas, da dos factores (los factores 2 y 3) ambos relacionados con las diferencias en el hipolimnion de los dos periodos de estratificación, que serían equivalentes a este factor 2 del ACP II. En cuanto al factor 3 del ACP II (equivalente al factor 4 del ACP I) separa sobre todo las especies epi-metalimnéticas presentes preferentemente a principios de verano de uno u otro año, *A. ecaudis* abundante en 1997 y *A. girodi* en 1998 (Fig. 5).

Con el objetivo de comparar los dos análisis efectuados e intentar avanzar en la interpretación de los factores principales, se calcularon los coeficientes de correlación lineal de los factores principales extraídos con el ACP-II con cada una de las variables físicas y químicas (Tabla 2). Se aprecia que las únicas correlaciones elevadas son las de la temperatura, el pH y el oxígeno con el factor 1. Respecto al factor 2 pueden apreciarse correlaciones débiles con el oxígeno y el potencial de oxidación-reducción, mientras que el factor 3 no está relacionado con ninguna de las variables físicas y químicas estudiadas. Los resultados

obtenidos en los dos análisis de componentes principales son concordantes, ya que las correlaciones entre las variables físicas y químicas y los factores principales del ACP II (Tabla 2) se corresponden con los resultados del ACP I (cuando aquellas variables estaban incluidas en el análisis, Figs 3 y 4). Sin embargo, en el primer caso los coeficientes de correlación entre factores y variables físicas y químicas son externos al análisis, siendo mucho más bajos. En la Tabla 2 también se aprecia que el factor 1 es el más relacionado con la diversidad, ya que tiene correlaciones altas con las especies que no muestran grandes crecimientos. Sin embargo, respecto al número total de individuos, es el factor 2 el que muestra una mayor correlación.

Relación de los factores principales del ACP-II con los periodos de estratificación y mezcla.

Cuando se representan los valores del factor 1 para cada una de las muestras, en forma de isoclinas respecto a los meses del año y a las profundidades, generan un paisaje que recuerda a la representación de isoclinas del oxígeno (Figs. 6a y 6b). Se observa una zona de máximos valores en el metalimnion y una zona de valores negativos que aproximadamente se corresponde con la zona de la oxiclina en la que se da el gradiente de oxígeno, mientras que la isoclina del cero se corresponde aproximadamente con la isoclina de extinción del oxígeno, donde disminuye la diversidad. Tal y como se ha indicado anteriormente, el factor 1 muestra una clara relación con la distribución de especies en profundidad y con los parámetros ambientales con gradiente vertical marcado (oxígeno, pH y temperatura; Tabla 3).

En cuanto al factor 2 presenta un paisaje de isoclinas (Fig. 6c) en el que los mayores valores positivos se concentran en el metalimnion estratificado de los meses más cálidos, por lo que está correlacionado con el oxígeno y el potencial de oxidación-reducción (Tabla 1). Esta distribución de los valores altos y positivos se corresponde con los máximos de población de muchas especies, lo que viene confirmado por la correlación alta de

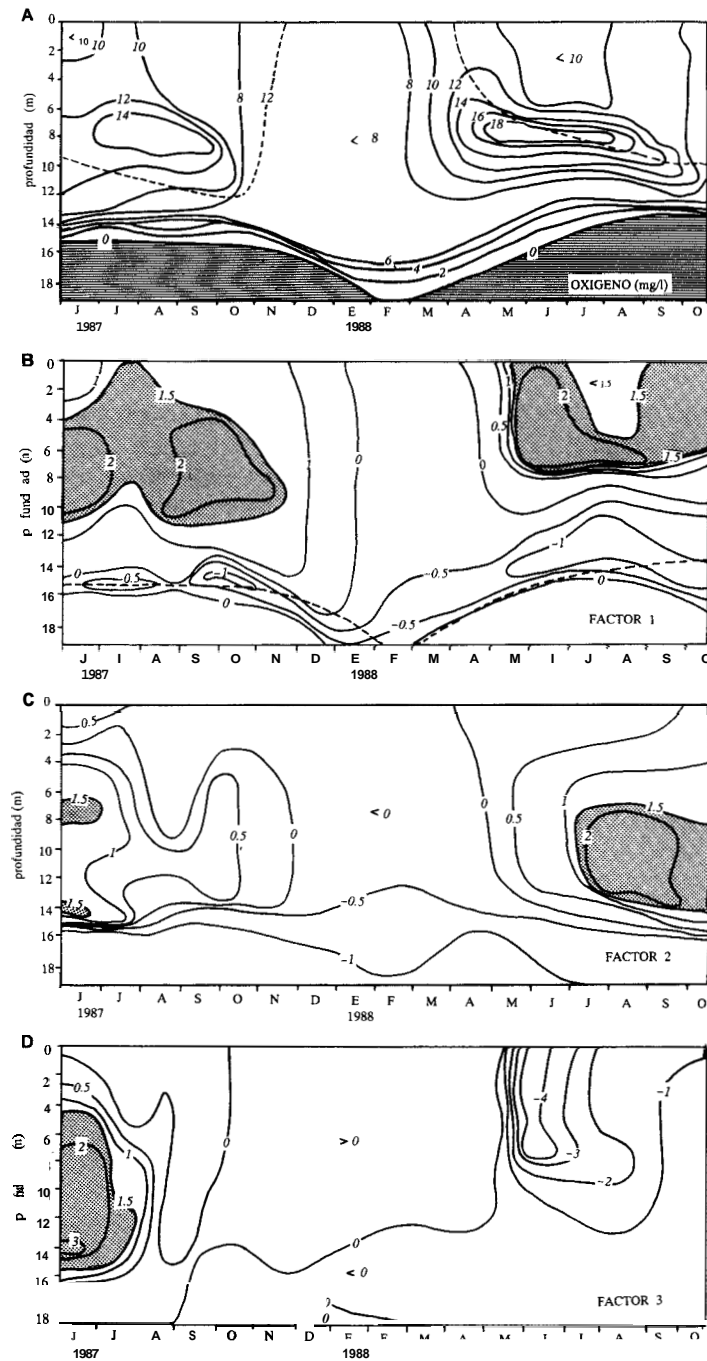


Figura 6. A; representación en isolinias de las concentraciones de oxígeno en función del mes y la profundidad a 10 largo del período de estudio en la laguna de La Cruz. La línea de trazos indica la isoterma de 12°C (suele corresponder con la parte final de la termoclina en los períodos de estratificación). B, C, D; representación en isolinias de los valores de los factores principales 1, 2 y 3 del ACP II en función del mes y la profundidad. Se indica en línea de trazos la profundidad de extinción del oxígeno. A; isophlets showing the depth profile in oxygen concentrations (mg l⁻¹) in La Cruz during the sampling period. The dashed line shows the 12°C isotherm, usually coinciding with the lower part of the thermocline. B, C, D; isophlets of main factors 1, 2 and 3, from ACP II, as a function of time and depth. The dashed line shows the oxygen extinction depth.

este factor con el total de individuos (Tabla 1). En profundidad se dan los máximos valores negativos durante todo el año excepto durante la segunda estratificación. Por ello este factor distingue las muestras de profundidad de uno y otro año. El factor 3 (Fig. 6c) diferencia los periodos iniciales de la estratificación de los dos años, contraponiendo especialmente el metalimnion de julio-junio del primer año con el epi-metalimnion de los mismos meses del año siguiente.

Debido a los cambios en la amplitud y profundidad de la zona de la oxiclina, que en el segundo año produjo la explosión demográfica de algunas especies en detrimento de otras.

DISCUSIÓN

Las especies de rotíferos encontradas en la laguna de La Cruz y que aquí se analizan, son propias de los lagos de aguas duras y la composición específica de esta comunidad es similar a la de otros lagos cásticos de la Península Ibérica (Miracle y Vicente, 1983; Avila *et al.*, 1984; Alfonso *et al.*, 1987; Miracle *et al.*, 1992; Miracle y Armengol, 1995; Armengol, 1997; Armengol *et al.*, 1998). La agrupación de dichas especies de rotíferos realizada por Armengol *et al.* (1993) según su distribución vertical se ve confirmada por los resultados obtenidos en los presentes análisis de componentes principales. Las pautas de distribución quedan patentes en las correlaciones que muestran las diversas especies de rotíferos con respecto al factor 1 de dichos análisis. Cuando se consideraron conjuntamente las especies de rotíferos y las variables físicas y químicas (ACP I), el factor 1 se relaciona con las principales variables abióticas tales como oxígeno, temperatura, y pH, y ordena a las especies según su distribución vertical. Por otra parte los factores 2 y 3 indicaban claras diferencias entre los dos periodos de estratificación (Fig. 3). Sin embargo, cuando solo se consideraron las especies de rotíferos (ACP II), las pautas de distribución fueron mucho más claras y los diferentes grupos de especies quedaron delimitados únicamente por los dos primeros factores. El factor 1 separa las especies epi-metalimnéticas de las hipo-

limnéticas, segregando a su vez el factor 2 a la especie *A. miraclei*, de este último grupo (Fig. 5). Un último factor menos relevante separa las asociaciones correspondientes al inicio de los dos periodos de estratificación. En un trabajo posterior realizado en esta laguna (Armengol y Miracle, 2000), sobre los cambios diarios de distribución en el eje vertical de las especies de rotíferos, se pone de manifiesto que los movimientos verticales están muy restringidos entre los diferentes estratos (epi-metalimnion, hipolimnion y/o oxiclina); por tanto los resultados aquí expuestos no dependen de la migración vertical de estas especies.

Es evidente que la distribución de las especies corresponde más con una segregación de los nichos ecológicos en el perfil vertical y en los estadios sucesionales que tienen lugar durante el ciclo anual, que con su tolerancia a unos rangos estrictos de cada uno de los parámetros limnológicos. Sin embargo, los rangos de distribución en un mismo lago pueden contribuir a desvelar la tendencia general de las especies a habitar en unas u otras condiciones.

Podemos clasificar como especies epi-metalimnéticas a *H. mira*, *T. similis*, *S. pectinata*, *A. girodi*, *A. saltans* y *A. ecaudis*, las cuales se encontraron en altos rangos de oxígeno y temperatura, y en unos valores de pH superiores a 8.5. A pesar de que este parámetro no presentó gran variación en las profundidades habitadas por los rotíferos, cabe destacar su alta correlación con la mayoría de especies epi-metalimnéticas (Tabla 1), con la excepción de *A. girodi* que presentó una correlación positiva pero sensiblemente más baja. El carácter depredador de esta especie hace que se establezca algo más marginalmente a los máximos de producción primaria que normalmente asociados a valores más elevados de pH. Berzins y Pejler (1987) estudiaron en una serie de lagos suecos la presencia de rotíferos en relación con el pH. Por lo general estos autores otorgan a algunos rotíferos rangos superiores más bajos que los habitualmente encontrados en nuestros sistemas cársticos.

Respecto a la temperatura y al oxígeno, las especies epi-metalimnéticas se situaron en valores medios superiores a los 13°C y 9.5 mg/l. Sin

embargo, dentro de este grupo podemos establecer pequeñas distinciones, de forma que respecto a la temperatura nos encontramos con especies que se localizaron en un amplio rango con una cierta tendencia hacia temperaturas más elevadas como *H. mira*, *T. similis*, *A. saltans* y *A. girodi* y especies que presentaron una cierta tendencia hacia temperaturas más bajas tales como *S. pectinata* y *A. ecaudis*. En general, aunque todas estas especies han sido relacionadas con altos rangos de temperatura (Green, 1967; Berzins y Pejler 1989a) y altos valores de oxígeno (Berzins y Pejler, 1989b; Mikschi, 1989), en algunos lagos tales como Lunzer Obersee (Ruttner-Kolisko, 1975; Mikschi, 1989) *S. pectinata* y *A. ecaudis* se encuentran a temperaturas y concentraciones de oxígeno elevadas, pero se describen como especies que muestran una gran tolerancia a amplios rangos de estas variables. Lógicamente, estos parámetros guardan relación con el tipo de distribución comentada, ya que en capas más superficiales se dan mayores temperaturas y mayores valores de oxígeno. Sin embargo, en la distribución respecto a la temperatura es importante destacar el componente estacional, de forma que las especies estivales tales como *H. mira*, *T. similis*, *A. saltans* y *A. girodi* se encuentran en rangos de temperatura más elevados que las especies primaverales u otoñales tales como *A. ecaudis* y *S. pectinata*.

Las especies hipolimnéticas muestran valores mucho más restringidos respecto a las variables físicas y químicas que las especies anteriores, y dentro de este grupo se observan pautas de mayor o menor dispersión, según se trate, o no, del grupo de especies oxiclinales. Los rangos de pH de las especies hipolimnéticas son más bajos y concretos que los de las especies epi-metalimnéticas. Una pauta similar se encuentra respecto a la temperatura y el oxígeno. Las especies hipolimnéticas dominantes heron las del género *Anuraeopsis*, situándose en la zona en la cual la descomposición predomina sobre la producción; muy rica en materia orgánica, que se establece con menor o mayor amplitud por encima de la interfase oxidativa-reductiva, en la que se encuentran también importantes poblaciones picoplanctónicas asocia-

das a los marcados gradientes verticales (Rodrigo *et al.*, 2000a; 2000b). En estas condiciones, la tolerancia a las bajas concentraciones de oxígeno puede resultar ventajoso para aquellas especies que son detritofagas o microfagas y *Anuraeopsis fissa* ha sido clásicamente clasificada como tal (Pourriot, 1965; 1977; Pejler 1983; Esparcia, 1993; 1994). Además nuestros datos muestran que la nueva especie *Anuraeopsis miraclei*, descrita por Koste (1991), y descubierta en estas lagunas de Caiada del Hoyo (Vicente y Miracle, 1983; Esparcia *et al.*, 1991; Armengol *et al.*, 1993), esta asociada a estas condiciones más extremas de ambiente microaeróbico en mayor medida que *Anuraeopsis fissa*, de forma que se encontraron grandes concentraciones de *A. miraclei* por debajo de los picos de *A. fissa* cuando se muestreo cerca de la oxiclina a intervalos muy pequeños de profundidad. (Esparcia *et al.*, 1991; Armengol *et al.*, 1993).

Anuraeopsis miraclei parece estar estrechamente restringida a la oxiclina, situándose siempre a temperaturas relativamente bajas (<10°C) y en capas deficientes en oxígeno (Esparcia *et al.*, 1991). Ello podría tener un marcado carácter adaptativo ya que los estenotermos fríos son menos sensibles a las bajas concentraciones de oxígeno (Hutchinson, 1967) ya que las bajas temperaturas disminuyen considerablemente las tasas metabólicas de los rotíferos (Epp y Lewis, 1980). Esto hace perder ubicuidad a estas especies que toleran la microaerofilia, dando como resultado una distribución más restringida. Por el contrario estas especies pueden mantener densas poblaciones en una parcela del ecosistema rica en recursos, que es difícilmente habitable por otros organismos no específicamente adaptados. *A. miraclei* presenta un máximo de densidad en la zona oxidativa-reductiva, prácticamente durante todo el año, aprovechando la energía que ha sido acumulada durante la estación productiva en el gradiente de densidad de la interfase mixo-monimolimnion. Sin embargo el mantenimiento de su población depende de la situación de la oxiclina y la termoclina a lo largo del año y sufrió una drástica reducción al final del verano de 1988, un año mucho más productivo (Fig. 2, gráfico de distri-

bucion de oxígeno) con una oxiclina mucho más estrecha y superficial. Esta situación favoreció en cambio a su congénere *A. fissa*, la cual se expandió desde el metalimnion ocupando la oxiclina. El carácter hipolimnético facultativo de *A. fissa* se ha puesto de manifiesto en el trabajo de Armengol y Miracle (2000), donde se constata que esta especie presentaba máximos poblacionales cerca de la oxiclina, mientras que sus máximos de fecundidad se obtenían en el metalimnion.

El patrón de distribución de los rotíferos expuesto aquí y confirmado mediante los análisis parece ser bastante regular y similar al descrito en diferentes lagos estratificados con interfases anóxicas (e. g. Larsson, 1971; Ruttner-Kolisko, 1975; Hofmann, 1987; Miracle, 1976; Alfonso *et al.*, 1987; Miksch, 1989; Miracle y Alfonso, 1993; Miracle y Armengol, 1995; Armengol *et al.*, 1998), en donde se dan marcadas distribuciones verticales de estos organismos, que si bien no se encuentran en las capas anóxicas, si que forman asociaciones características en la zona microaerófila de la oxiclina. La aportación más novedosa del presente trabajo puede ser el poner de manifiesto la importancia de las variaciones interanuales mostrada en los resultados de los análisis de componentes principales y que puede contribuir a entender los cambios de las comunidades de rotíferos. Uno de los factores principales resultantes (factor 2) presentó a finales de la estratificación del segundo año valores parecidos al inicio de la estratificación del año anterior 10 que se ha interpretado como que en dicho segundo año, en los meses de finales de verano se experimenta más bien una regresión, con crecimientos explosivos de pocas especies, que generan situaciones más parecidas a los valores iniciales de la sucesión del año anterior. Este factor estaba negativamente muy correlacionado con *A. miraclei* y podría representar la variación de la distancia en el perfil vertical entre el centro de gravedad de la producción primaria y el de la descomposición, que fue mucho menor en 1988 que en 1987, 10 que pudo restringir el desarrollo al final del verano de 1988 de las verdaderas especies de la oxiclina (e. g. *A. miraclei*) favoreciendo crecimientos explosivos de especies más ubicuas. Este fac-

tor puede representar la distinta posibilidad de organización de la comunidad de las microcapas de la oxiclina, presentando según el gradiente formado durante el período de estratificación, valores que pueden corresponder a comunidades más o menos bien diferenciadas en el eje vertical.

BIBLIOGRAFÍA

- ALFONSO, M. T., M. R. MIRACLE y M. SERRA. 1987. Análisis estadístico de las comunidades zooplanctónicas de una cubeta meromictica y de una laguna anóxica del sistema cárstico de Banyoles. IV Congreso Español de Limnología. Act.: 116-122.
- ARMENGOL-DÍAZ, J., A. ESPARCIA, E. VICENTE y M. R. MIRACLE. 1993. Vertical distribution of planktonic rotifers in a karstic meromictic lake. *Hydrobiologia*, 255/256: 381-388.
- ARMENGOL, X. 1997. *Caracterización estructural del zooplancton de las lagunas cársticas de Cuenca, con especial atención a su distribución vertical*, Tesis Doctoral. Universidad de Valencia. 254 pp.
- ARMENGOL X. A. ESPARCIA, & M. R. MIRACLE. (1998). Rotifer vertical distribution in a strongly stratified lake: a multivariate analysis. *Hydrobiologia*, 387/388: 161-170.
- ARMENGOL X. & M. R. MIRACLE. (1999) Zooplankton communities in doline lakes and pools, in relation to some bathymetric parameters and physical and chemical variables. *Journal of Plankton Research*, 21 (12): 2245-2261.
- ARMENGOL X. & M. R. MIRACLE. (2000) Diel vertical movements of zooplankton in lake La Cruz (Cuenca, Spain). *Journal of Plankton Research*, 22 (9): 1683-1703.
- AVTLA, A., L. BURRELL, A. DOMINGO, E. FERNANDEZ, J. GODAL y J. M. LLOPART. 1984. Limnología del Lago Grande de Estanya (Huesca). *Oecologia aquatica*, 7: 3-24.
- BERZINS, B. y B. PEJLER. 1987. Rotifer occurrence in relation to pH. *Hydrobiologia*, 147:107-116.
- BERZINS, B. y B. PEJLER. 1989a. Rotifer occurrence in relation to temperature. *Hydrobiologia*, 175: 223-231.
- BERZINS, B. y B. PEJLER. 1989b. Rotifer occurrence in relation to oxygen content. *Hydrobiologia*, 183: 165-172.

- DIXON, W. J., M. B. BROWN, L. ENGELMAN, J. W. FRANE, M. A. HILL, R. I. JENNRICH y J. D. TOPOREK. 1983. *BMDP statistical software. Printing with additions*. Univ. California Berkeley. 773pp.
- ESPARCIA, A., J. ARMENGOL, E. VICENTE & M. R. MIRACLE. (1991). Vertical distribution of *Anuraeopsis* species related to oxygen depletion in two stratified lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 2745-2749.
- ESPARCIA, A. 1993. *Distribucidn de las poblaciones de rotíferos en la oxiclina de la laguna de La Cruz. Adaptaciones metabólicas a la microaerofilia*. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia. 288 pp.
- ESPARCIA, A. 1994. Feeding in the rotifer *Anuraeopsis fissa*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 25: 2324-2326.
- EPP, R. W. W. M. LEWIS. 1980. Metabolic uniformity over the environmental temperature range in *Brachionus plicatilis* (Rotifera). *Hydrobiologia*, 73: 145-147.
- GREEN, J.. 1967. Associations of rotifera in the zooplankton of the lake source of the white Nile. *J. Zool. Lond.*, 151: 343-378.
- HOFMANN, W. 1987. Population dynamics of hypolimnetic rotifers in the Plubsee (North Germany). *Hydrobiologia*, 147: 197-201.
- HUTCHINSON, G. E. 1967. *A Treatise of Limnology*. Vol. 2. Wiley N.Y. 1115 pp.
- JULIÀ, R., F. BURJACHS, M. J. DASÍ, F. MEZQUITA, M.R. MIRACLE, J. R., ROCA, G. SERET & E. VICENTE. 1998. Meromixis origin and recent trophic evolution in the Spanish mountain lake La Cruz. *Aquat. Sci.*, 60: 279-299.
- KOSTE, W. 1991. *Anuraeopsis miraclei* a new planktonic rotifer species in karstic lakes. *Hydrobiologia*, 209: 169-173.
- LARSSON, P. 1971. Vertical distribution of planktonic rotifers in a meromictic lake, Blankvatn near Oslo, Norway. *Norweg. J. Zool.*, 19: 47-75.
- MIKSCHE, E.. 1989. Rotifer distribution in relation to temperature and oxygen content. *Hydrobiologia*, 186/187: 209-214.
- MIRACLE, M. R. 1976. *Distribucidn en el espacio y en el tiempo de las especies del zooplankton del lago de Banyoles*. Ministerio de agricultura, instituto nacional para la conservacion de la naturaleza. Monografias 5, Madrid 270pp.
- MIRACLE, R. & E. VICENTE. 1983. Vertical distribution and rotifer concentrations in the chemocline of meromictic lakes. *Hydrobiologia*, 104: 259-267.
- MIRACLE, M. R., E. VICENTE & C. PEDRÓS-ALIO. 1992. Biological studies of spanish meromictic and stratified karstic lakes. *Limnetica*, 8: 59-77.
- MIRACLE, M. R. & M.T. ALFONSO. 1993. Rotifer vertical distributions in a meromictic basin of lake Banyoles (Spain). *Hydrobiologia*, 255/256: 371-380.
- MIRACLE M. R. & X. ARMENGOL (1995). Populations dynamics of oxiclinal species in lake Arcas-2. *Hydrobiologia*, 313/314: 291-301. A
- PEJLER, B. 1983. Zooplanktic indicators of trophy and their food. *Hydrobiologia*. 101: 111-114.
- POURRIOT, R. 1965. Recherches sur l'écologie des rotifères. *Supplément 21 a Vie et Milieu* Masson, Paris. 224 pp.
- POURRIOT, R. 1977. Food and feeding habits of rotifers. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 8: 243-260.
- RODRIGO, M. A., E. VICENTE & M. R. MIRACLE. 2001. The meromictic Lake La Cruz (Central Spain). Patterns of stratification. *Aquat. Sci.*, 63.
- RODRIGO, M. A., E. VICENTE & M. R. MIRACLE. 2000a. The physical, chemical and biological characteristics of the holomictic sulphated lake Arcas-2 (Cuenca, Spain). *Hydrobiologia*, 418: 153-168.
- RODRIGO, M. A., E. VICENTE & M. R. MIRACLE. 2000b. The role of light and concentration gradients in the vertical stratification and seasonal development of phototrophic bacteria in a meromictic lake. *Arch. Hydrobiol.*, 148:533-548.
- RUTTNER-KOLISKO, A. 1975. The vertical distribution of plankton rotifers in a small alpine lake with a sharp oxygen depletion (Lunzer Obersee). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19:1286-1294.
- VICENTE, E. M. R. MIRACLE, 1988. Physicochemical and microbial stratification in a meromictic karstic lake of Spain. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 23: 522-529.